

NEMATODE PARASITES OF FROGS

BY

M. R. BAKER

Only a portion of the secernentean nematode parasite fauna of frogs has been described. Particularly in tropical Asia and Australia parasites of frogs have been little studied. The taxonomy of frogs has been considerably modified in recent years and the identity given for the host is often doubtful even in recent parasite surveys. The systematic relationships of many frog groups are still debated. Finally virtually none of the nematode groups occurring mainly in frogs are host specific, either to a species or particular group of frogs. For these reasons an analysis of parasite-host specificity and evolution is difficult.

Nematodes Shared with Other Vertebrates.

A brief comparison of the nematode parasites of anurans with those of reptiles, fish, mammals and birds shows the extent to which their nematode parasites may be shared with the various vertebrate groups.

Reptiles.

Many of the groups occurring in amphibians also occur in reptiles and it is often difficult to determine in which of these host groups the parasites evolved, i.e. Rhabdiasidae, Maxvachoniinae, Kathlaniinae, Oxyascariidae, Atractidae, Meteterakinae, Molineinae, Mertensinematinae, Hedruroidae, Spiroxyinae, Thubuneinae.

Fish.

Several groups are shared with fish. For example the Pharyngodonidae, Kathlaniinae, Atractidae, Quimperinae, Hedruroidae have given rise to evolutionary lines in fish as well as amphibians, although it may be noted that Pharyngodonidae are derived from parasites of insects, and Kathlaniinae, Atractidae, Quimperinae probably evolved in amphibians and reptiles. The Hedruroidae are a specialized group (1 genus) which may be ancient; it is cosmopolitan in distribution and has been recorded in anurans, urodeles, turtles, lizards and fish. Cosmocercinae in fish (2 species) are all recent captures or accidental parasites, whereas Camallanoidea (representatives of three genera) and Cystidicolidae (2 species of *Spinitectus*) in amphibians are all captures from groups evolving in fish. That nematode parasites of amphibians and fish include so many common elements is probably due to their similar ecological requirements.

Mammals and Birds.

Amphibians share a number of nematode groups with mammals (i.e. Strongyloididae, Pharyngodonidae, Cruzinae, Atractidae, Meteterakinae, Molineinae, Physalopteroidea) but few with birds

(Strongyloididae, Physalopteroidea). As mentioned before, Pharyngodonidae are derived from insect parasites. Strongyloididae are essentially parasites of mammals whereas Meteterakinae, Atractidae and the most primitive Mollineinae are parasites of amphibians and reptiles. Cruzeinae and Physalopteroidea have a very wide host range and their evolutionary host group associations are not clear.

Anurans and Nematode Parasite Evolution.

Nematode parasites of the higher vertebrates often occur in particular host groups or host groups which evolved in the same geological period. They are thus of interest for analysis of specificity and evolution (see other communications in this symposium). That this is not as evident for nematodes of frogs may be due to a number of factors. The modern frog families are believed to have been derived from Cretaceous or even older frog groups some of which survive to the present day (i.e. Leiopelmatidae, Pelobatidae, Discoglossidae, Myobatrachidae) (see Laurent 1980). These ancient frogs are apparently physiologically little different from the more recent forms and it can be assumed they offer the same parasite niches. Thus there is a continuity in frog evolution which is relatively ancient, whereas modern mammals for example are essentially Tertiary in evolution and their various evolutionary lines have diversified considerably in ecological and physiological requirements. It is probable that the parasite groups present in diverse anuran families may have been acquired directly from common ancestors. Also it seems reasonable to presume that the longer a series of biologically homogeneous vertebrates have been in existence, the more their parasite faunas will be characterized by exchanges, relicts, and recent and older "captures".

The Subfamily Cosmocercinae.

To illustrate the kind of information available to herpetologists studying anuran evolution, a subfamily of Cosmocercinae (Order Ascaridida) occurring in a variety of anurans as well as more rarely in other vertebrates will be examined in detail. The Cosmocercinae are of interest to parasitologists in that they are morphologically the most primitive group in the Cosmocercoida. This superfamily is believed to represent an early stage in the evolution of secernentean parasites from the presumed free-living rhabditoid ancestors (Chabaud 1974).

Cosmocercinae in frogs are divided into six genera (95 species). The specialized monospecific genus *Dollfusnema* in a South American amphibiaenian is not considered herein. The geographical distribution and host groups are given in figure 1 and Table 1.

Hosts.

The Cosmocercinae have been reported in the three amphibian orders Anura, Urodela, and Gymnophiona, as well as from lizards, amphisbaenians, turtles, snakes and rarely in freshwater fish and terrestrial molluscs. The majority of reports, however, are from anurans and it is likely that the subfamily evolved in this group. The one possible exception of the genus *Raillietnema*, with nearly half the species occurring in reptiles, can be explained as speciation occurring after the establishment of this genus. Thus all of the eight *Raillietnema* spp. reported from reptiles occur in Africa and Madagascar, five in the Family Chamaeleonidae. Chamaeleons are specialized lizards which occur only in Africa, Madagascar, the Mediterranean region, Arabian Peninsula and India, whereas *Raillietnema* occurs widely in all tropical zones.

Most cosmocercoid species are little host specific. For example, *Aplectana macintoshii* has been reported from six families of frogs, a lizard and a snake.

One large group of primitive frogs, the Pipidae, are reported only once with cosmocercoid parasites (unpublished information). This is apparently because the Cosmocercinae are adapted to transmission in moist terrestrial conditions whereas most pipids are adapted to life as adults in water (i.e. *Xenopus*). This same ecological barrier also may explain the rarity of the Cosmocercinae in freshwater fish and the fact that there is only one record from anuran tadpoles.

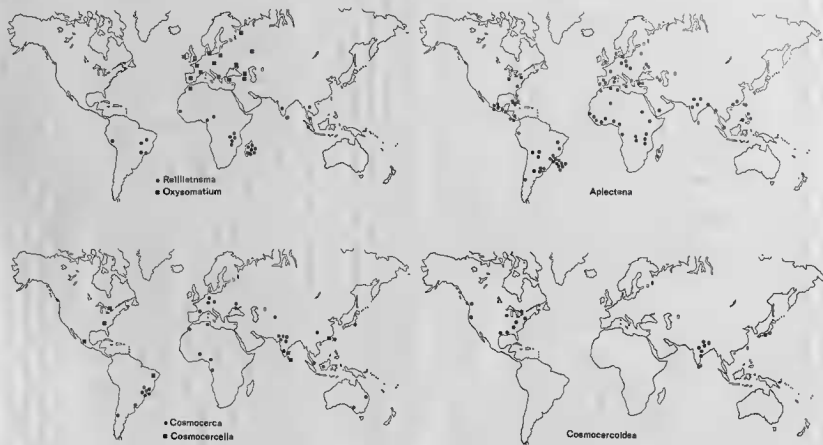


FIG. 1. — Locality records for Subfamily Cosmocercinae genera with representatives in Anurans.

TABLE 1. — Number of cosmoceroid species reported in anuran families and other host groups.

	<i>Raillietnema</i>	<i>Aplectana</i>	<i>Ozysomatium</i>	<i>Cosmoceroides</i>	<i>Cosmocerca</i>	<i>Cosmocerella</i>	Total
No. Species in Genus	18	33	3	12	24	5	95
Pipidae	—	—	—	—	1	—	1
Discoglossidae	—	3	2	—	2	—	7
Pelobatidae	—	2	1	—	2	—	5
Myobatrachidae	—	—	—	—	2	—	2
Rhinodermatidae	—	1	—	—	1	—	2
Leptodactylidae	1	6	—	—	4	—	11
Bufoinae	2	16	2	5	9	—	34
Hylidae	1	4	1	1	4	3	14
Hyperoliidae	—	2	—	—	—	—	2
Ranidae	1	9	1	5	10	—	26
Microhylidae	2	2	—	1	1	—	6
Urodela	—	2	1	2	2	—	7
Gymnophiona	2	1	—	—	—	—	3
Reptiles	8	8	2	1	1	1	21
Fish	1	1	—	—	—	—	2
Molluscs	—	—	—	2	—	—	2

Other primitive frog groups with more terrestrial habits have often been recorded as hosts, i.e. Discoglossidae — *Discoglossus*, *Bombina*, *Alytes* of Europe; Pelobatidae — *Pelobates* of Europe, *Scaphiopus* of Mexico, *Leptobranchium* of Malaya (new host record: *Cosmocerca ornata* in *L. hasselti* — MNHN no. 3KL); Myobatrachidae — *Limnodynastes* of Australia; Rhinodermatidae — *Rhinoderma* of Chili.

Geographical Distribution.

The number of species reported from the various zoogeographical zones are as follows: Palaearctic 20, Nearctic 7, Neotropical 33, Ethiopian 21, Oriental 21, Australian 2. That only two species are known from Australia is probably due to lack of information: both species occurring there belong to a highly evolved genus and the hosts are primitive endemic frogs (Myobatrachidae). Seven species have been reported in more than one zoogeographical zone: *Cosmocerca ornata* and *Aplectana macintoshii* in the Palaearctic, Ethiopian and Tropical zones; *Aplectana hylambatis* in the Ethiopian and Neotropical zones; *Aplectana chamaeleonis* in the Ethiopian and southern Palaearctic (North Africa and southern France); *Aplectana hamatospicula* in the northern Neotropical and extreme southern Nearctic zones; and *Raillietnema multipapillata* and *R. loveridgei* in the Ethiopian and Tropical zones. The wide geographical distribution of these species, except possibly *A. hylambatis* and the *Raillietnema* spp., probably relates to relatively recent movements of frogs. Both the *Raillietnema* spp. were reported in gymniphones; the other species are frog parasites.

Systematic Relationships.

The Cosmocerinae of frogs form a homogeneous group, but with characters of the male caudal end and female reproductive system, an evolutionary sequence may be hypothesized. Thus three primitive genera (*Raillietnema*, *Aplectana*, *Ozysomatium*) with simple male caudal papillae may be

opposed to three more highly evolved genera (*Cosmocercoides*, *Cosmocerca*, *Cosmocercella*) with some papillae in the form of rosettes, plectanes or vesiculated papillae.

Oxygomatium differs from all other genera in having ovaries on either side of the vulva. It is closest to *Aplectana* and may be considered to represent a small group of vicariant species in North Africa, Western Europe and Eastern Europe which evolved from *Aplectana* (see Baker 1981). *Raillietnema* spp. are relatively small worms with few, large eggs in the uteri, whereas *Aplectana* are usually larger in body size and with many relatively small eggs in the uteri. One or two species tend to be intermediate, but the genera are useful in dividing an otherwise unwieldy group of species into two groups which differ in geographical distribution and probably in biological requirements. They thus probably represent two separate phyletic lines. *Raillietnema* may be considered more primitive because its relatively small female reproductive organs and large eggs more closely resemble the presumed rhabditoid ancestor.

Aplectana acuminata from Western Europe has a number of preanal caudal papillae in males surrounded by minute punctations. This may represent an early stage in the evolution of rosette papillae and this indicates *Cosmocercoides* evolved from *Aplectana*. Similarly *Cosmocerca* may have evolved from *Cosmocercoides* by elaboration of rosette papillae into plectanes. *Cosmocerca* is further distinguished by hypertrophy of the gubernaculum and reduction in spicule size. All *Cosmocercella* spp. have a female reproductive system similar to *Raillietnema*, suggesting a relationship between these genera. The rosette ornamentation on the vesiculated caudal papillae of the American *Cosmocercella* spp. may resemble the rosette papillae of *Cosmocercoides* by convergence.

Zoogeography.

The following observations indicate that the wide distribution of the Cosmocercinae may be related to continental movements rather than recent dispersal of frog groups such as the Bufonidae and Ranidae.

1) *Raillietnema*, the most primitive genus, has a wide tropical distribution mainly on Gondwanaland land masses.

2) In Central and South America, Africa and Western Europe there is a group of *Aplectana* spp. sharing several distinctive characters which are most unlikely to have evolved by convergence and which easily differentiates the group from other species in the genus. Thus *A. pudenda*, *A. izozocanensis*, *A. hoffmani*, *A. bonariensis* (American distributions), *A. brygooi*, *A. courdurieri*, *A. brumpti*, *A. chamaeleonis* (Old World) all have robust spicules with an alate or membranous structure on the distal end, a large gubernaculum, a similar number and distribution of caudal papillae, and probably a similar anterior end with twelve cephalic and labial papillae. One other species with this morphology (or two morphologically indistinguishable species), *A. hylambatis*, apparently occurs both in Africa and South America. If one postulated a recent origin for this group in either Africa or South America, then it is difficult to explain its absence from the regions (eastern Palearctic, Oriental zone, western North America) through which it would have had to pass to be present both in South America and Africa today. The distribution is more easily explained if the group evolved before the separation of South America and Africa.

3) No single family of frogs extant today is as widely distributed as the Cosmocercinae.

4) Some cosmocercoids have been reported only or mainly in primitive frogs, i.e. *Aplectana chilensis* and *Cosmocerca chilensis* in Rhinodermatidae of Chile, *Aplectana hoffmani* and *A. izozocanensis* in Pelobatidae of southern Mexico, *Aplectana leesi* in Discoglossidae of various Mediterranean islands, *Cosmocerca limnodynastes* in Myobatrachidae of Australia, indicating a long host-parasite relationship. Primitive frogs represent only a small proportion of the actual fauna.

Following these observations one could reasonably postulate that the Cosmocercinae were a fully established group of parasites by the end of the Mesozoic when the continents began to assume their present configuration. This corresponds to the period when the primitive frog groups were giving rise to the more "modern" families (see discussion in Laurent 1980).

REFERENCES

- BAKER, M. R., 1980. — A revision of the genus *Oxysomatium* Railliet & Henry, 1916 (Nematoda, Cosmoceroidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 1980, sect. A, 2 : 707-718.
- BAKER, M. R., 1981. — Revision of Old World species of the genus *Aplectana* Railliet & Henry, 1916 (Nematoda, Cosmoceroidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 1980, sect. A, 2 : 955-998.
- CHABAUD, A. G., 1974. — Keys to Subclasses, Orders and Superfamilies. In Anderson, R. C., Chabaud, A. G., & Willmott, S., eds., CIH Keys to the nematode parasites of vertebrates. No. 1, Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England, p. 6-17.

DISCUSSION

ANDERSON. — What is known about the life cycles in the Cosmocerinae ?

BAKER M. — Information is available for only two species, both of which are monoxenous. *Cosmoceroides dukae* has been experimentally transmitted to adult frogs by skin penetration and *Aplectana courdurieri* to frog tadpoles by oral ingestion of infective larvae.

EUZET. — On peut regretter que les communications sur les Amphibiens et leurs parasites ne soient pas plus nombreuses. Il est probable que l'étude des Trématodes, des Monogènes, des Cestodes, des Ciliés ou des Opalines aurait apporté un faisceau de données intéressantes à comparer.

Pour ce qui est des Cestodes, je reprendrai ici l'idée de Maillard, à savoir que plus un parasite est décrit depuis longtemps, moins il est spécifique.

Ainsi, on rapporte en général les Cestodes trouvés chez les Crapauds à *Nematotaenia dispar*. Or Madame le Professeur Mokhtar-Maamouri et ses élèves viennent de démontrer (communication personnelle) qu'en Tunisie *Bufo mauritanicus* et *B. viridis* étaient tous deux parasités par des *Nematotaenia* spécifiques, différents de *N. dispar* que l'on trouve en Europe chez *Bufo bufo*.

NOTES ET DISCUSSIONS SUR LES OISEAUX ET LEURS PARASITES

I. — Spectres d'hôtes des *Aprocta* (Filaires-ovipares).

PAR

par O. BAIN

A la dualité du genre *Aprocta*, que Bain et Mawson, 1981, scindent en deux genres (*Aprocta* s.s. et *Lissonema*), correspond une dualité des spectres d'hôtes. Ceux-ci ne semblent pas être quelconques si l'on suit la classification des Oiseaux donnée par Berlioz (in Grassé, 1950).

Les Ratites et les Impennes ne sont pas parasités ; les Carinates Colymbiformes, Podiciformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Ciconiformes, Anseriformes et Anhimiformes non plus (p. 856 à 884).

La plupart des autres ordres de Carinates sont parasités par *Aprocta* ou par *Lissonema* :

Lariformes	(p. 884)	<i>Aprocta</i>
Charadriiformes	(p. 890)	<i>Aprocta</i>
Ralliformes	(p. 897)	<i>Aprocta</i>

Tinamiformes	(p. 910)	0
Galliformes	(p. 911)	0
Columbiformes	(p. 919)	0
Falconiformes	(p. 923)	<i>Aprocta</i>
Strigiformes	(p. 931)	<i>Lissonema</i>
Psittaciformes	(p. 934)	0
Cuculiformes	(p. 937)	<i>Lissonema</i>
Piciformes	(p. 942)	<i>Lissonema</i>
Trogoniformes	(p. 951)	<i>Lissonema</i>
Caprimulgiformes	(p. 953)	<i>Lissonema</i>
Apodiformes	(p. 958)	0
Coliiformes	(p. 963)	0
Coraciiformes	(p. 964)	<i>Lissonema</i>
Passeriformes	(p. 974)	<i>Aprocta</i>

Aucun ordre n'est donc parasité par les 2 genres à la fois, et *Lissonema* n'existe que dans les groupes allant des Strigiformes aux Coraciiformes.

BIBLIOGRAPHIE

- BAIN, O. et MAWSON, P. M. (1981). — On some oviparous filarial nematodes from Australian birds. *Bull. Austr. Mus.*, sous-presses.
- BERLIOZ, J. (1950). — Systematique. In Grassé P. P., *Traité de Zoologie, Oiseaux*, 15, 1164 pp., Paris, Masson Édit.

II. — Genre *Elanus*.

PAR

J. GAUD

Le genre *Elanus* n'héberge aucun des acariens plumicoles parasites habituels des Falconiformes en général, et des accipitrida en particulier, mais un genre très spécial et très archaïque de Pterolichidae — (ou de Pterolichoidea) — *Cheylabis latus* Trouessart, 1885.

III. — L'acarofaune plumicole chez les différents ordres d'oiseaux.

PAR

J. GAUD

O SPHENISCIFORMES

Aucun SP. n'est connu des Sphenisciformes.

1 PALEOGNATHIFORMES

Seuls les Autruches, les Kiwis et les Tinamous sont connus pour héberger des SP. Des acariens parasites d'autruches auraient été trouvés par Trouessart sur des Nandous provenant d'un parc zoolo-

gique ; ils n'ont jamais été retrouvés. Les acarofaunes des Struthionidae, des Apterygidae et des Tinamidae ne révèlent aucune affinité entre ces familles, ni affinité entre l'une de ces familles et un autre groupement aviaire ; notamment entre Tinamous et Galliformes ou entre Kiwis et Rallidae.

On a trouvé sur les Struthionidae : 4 sp. du genre *Struthiopterolichus* (Pterolichidae), Pterolichinae) et 1 sp. du genre *Paralges* (Dermoglyphidae).

On a trouvé sur les Apterygiformes : 2 sp. du genre *Kiwiialges* (Analgidae, Kiwiialginae) et 2 sp. du genre *Kiwiilichus* (Syringobiidae atypique).

On a trouvé sur les Tinamidae : 3 sp. du genre *Crypturalges* (Analgidae, Megniniinae) ; 17 sp. appartenant à 9 genres de Crypturoptidae, famille propre aux Tinamidae ; 3 sp. de *Neumanella* et 1 sp. de *Tinamoglyphus*, genres de Dermoglyphidae bien différents de *Paralges*, et propres aux Tinamous.

2 GAVIIFORMES ET PODICIPITIFORMES

Le rapprochement entre Gaviiformes et Charadriiformes n'est pas contredit par l'étude des acarofaunes. *Alloptes*, le seul genre de SP connu des Gaviiformes a une large représentation chez les Charadriiformes ; mais il s'agit d'un genre à très large spectre d'hôtes : Procellariiformes, Pelecaniformes, Ciconiiformes...

Le rapprochement entre Podicipitiformes et Ralliformes est mal soutenu par l'étude des acarofaunes. La famille des Ptiloxenidae, la mieux représentée chez les grèbes (2 genres et 4 sp.) a des représentants chez les Charadriiformes et les Phoenicopteridae, mais pas chez les Ralliformes. Le genre *Ingrassia* (Xolalgidae, Ingrassiinae), dont une espèce parasite les grèbes, se retrouve chez des Charadriiformes, des Procellariiformes, des Pelecaniformes, des Anatiformes, mais pas chez des Ralliformes, qui hébergent d'autres Ingrassiinae (*Gymnalloptes*, *Analloptes*).

3 PROCELLARIIFORMES

Les quatre familles Diomedidae, Pelecanoididae, Procellariidae et Hydrobatidae ont des acarofaunes assez comparables. Chez toutes les quatre on trouve :

- des Alloptidae, souvent très primitifs
- des Avenzoariidae de la sous-famille des Bonnetellinae
- des Xolalginae de la sous-famille Ingrassiinae.

Hydrobatidae et Procellariidae ont des acarofaunes particulièrement apparentées. Toutes deux hébergent les genres *Microspalax* et *Connivellus* (Alloptidae, Microspalacinae — sous-famille propre aux Procellariiformes) et *Zachvatkinia*, genre de Bonnetellinae qu'hébergent aussi des Laridae et des Fregatidae.

Les Diomedidae hébergent les genres de SP les plus archaïques : *Diomedacarus* (Freyanidae, seul représentant de la sous-famille des Diomedacarinae), *Echinacarus* (Alloptidae, seul représentant de la sous-famille des Echinacarinae) et *Promegnina* (Bonnetellinae).

Leptosphyra (Ingrassiinae), parasite des Hydrobatidae et des Procellariidae, se retrouve aussi chez des Laridae. *Scutomegnina* (Bonnetellinae), parasite de Pelecanoididae, se retrouve chez les Pelecaniformes (sauf frégates et phaétons) et chez des Threskiornithidae.

4 PELECANIFORMES

La présence de Freyanidae très particuliers (Michaelinae) établit une nette parenté entre les acarofaunes des Phalacrocoracidae et des Sulidae. Le genre *Scutomegnina* est aussi commun à ces deux familles aviaires. Il se retrouve chez les Pelecanidae. Ceux-ci partagent aussi *Alloptes* avec les Phalacrocoracidae (mais c'est un genre de SP à très large spectre d'hôtes).

En revanche, les frégates et, surtout, les phaétons ont des acarofaunes très différentes. Le genre *Alloptellus* (Alloptidae, Oxyalginæ) est cependant commun aux frégates et aux pélicans. Le genre *Zachvatkinia* (Avenzoariidae, Bonnetellinae) est partagé entre les frégates, les Lari et certains Procellariiformes). Les genres *Laminalloptes* (Alloptidae, les plus grands SP connus), et *Onychalloptes* (Alloptidae) sont tous deux propres aux phaétons.

5 CICONIIFORMES

Il n'existe aucun point commun entre l'acarofaune, très pauvre, des Ardeidae (y compris *Cochlearius*) et celle des autres Ciconiiformes — ou celle de quelque autre groupe aviaire. Les sous-familles Ardeacarinae (1 g., 2 sp.) et Ardealginæ (2 g., 3 sp.) des Pterolichidae, comme le genre *Pteralloptes* (Xolalgidae, Ingrassiinae) sont propres aux Ardeidae.

L'acarofaune des Threskiornithidae est remarquablement riche et variée. Elle comporte 19 genres de SP, appartenant à 6 familles différentes. Les Kramerellidae sont les mieux représentées (3 g. et 16 sp.). Les Alloptidae offrent un grand luxe de formes diverses et originales (9 g. et 12 sp.). Les Caudiferidae (2 g., 3 sp.) sont propres aux Threskiornithidae.

Les Ciconiidae et les Scopidae partagent avec les Threskiornithidae le genre *Freyanopterolichus* (Kramerellidae). L'ombrette héberge de plus *Scopusacarus* (Pterolichidae qui lui est propre) et une espèce d'*Alloptes*. Les Cigognes hébergent trois genres de Xoloptoidinae, sous-famille de Pterolichidae qui leur est propre, et une espèce de *Mycterialges*, genre très particulier de Xolalgidae, subf. Ingrassiinae. On a aussi trouvé sur les cigognes une espèce de *Pseudogabucinia* (Kramerellidae), les autres espèces du genre se trouvant sur des Falconiformes et sur des Otitidae.

6 PHOENICOPTERIFORMES

Les trois genres de SP hébergés par les flamants : *Halleria* (Freyanidae), *Rhynchalloptes* (Alloptidae) et *Ptiloxenoides* (Ptiloxenidae), sont propres à ces oiseaux. *Halleria* suggérerait un rapprochement avec les Anatidae, hôtes du plus grand nombre de Freyanidae. *Ptiloxenoides* suggérerait un rapprochement avec les Grèbes ou avec les Charadriiformes, les seuls autres oiseaux à héberger des Ptiloxenidae. Il existe des Alloptidae chez tous les groupes d'oiseaux aquatiques, aucun genre ne pouvant être spécialement rapproché de *Rhynchalloptes*.

7 ANATIFORMES

Sept genres de Freyanidae, deux genres d'Avenzoariidae (Bonnetellinae) *Bdellorhynchus* et *Zygochelifer*, le genre *Rectijanua*, constituant seul la famille des Rectijanuidae, sont propres aux Anatidae. Ces oiseaux hébergent de plus *Ingrassia* (Xolalgidae, Ingrassiinae), *Alloptoides* et *Brephosceles* (Alloptidae).

Les Kamichis hébergent un genre de Freyanidae qui leur est propre (*Pavlovskiana*). Les *Anseranas* hébergent quatre genres de Freyanidae qui leur sont propres : *Dobyella*, *Allofrefjana*, *Freyanopsis* et *Pelecymerus*.

8 FALCONIFORMES

Trois familles : Accipitridae, Cathartidae et Sagittariidae hébergent des acarofaunes très voisines caractérisées par quelques genres de Gabuciniidae (*Aetacarus*, *Aposolenidia*, *Hieracoliclus*, *Ramogabucinia*) et un genre de Pterolichidae (Pterolichinae) *Pseudalloptinus*. Tous ces genres sont propres aux Falconiformes, à l'exception d'*Aetacarus*, dont deux espèces sont connues d'Otitidae. Seuls, dans

cet ensemble homogène, les élanions détonnent. Ils n'hébergent aucun des genres susdésignés mais l'un ou l'autre de deux genres très aberrants et très archaïques de Pterolichidae (?) : *Cheylabis* et *n. genus*.

Les Pandionidae ont « capturé » des SP provenant d'oiseaux aquatiques : *Bonnetella* (Avenzoaridae), Bonnetellinae) et *Analloptes* (Xolalgidae, Ingrassiinae).

Les Falconidae ont peu ou pas de parasites communs avec les autres Falconiformes sauf, peut-être, *Pseudogabucinia* (Kramerellidae). Leur acarofaune est très pauvre. Nous ne leur connaissons avec certitude que deux SP. Une espèce de *Pseudalloptes*, genre de Pterolichidae surtout fréquent sur les Galliformes et une espèce de *Dubininia*, genre de Xolalgidae (Ingrassiinae) pratiquement inféodé aux Psittaciformes, mais comportant aussi une espèce parasite de Musophagidae.

9 GALLIFORMES

Ils hébergent une acarofaune plus abondante que variée.

Deux familles de SP en constituent l'essentiel : les Analgidae, sous-familles Megniniinae et Tillacarinae (5 g. et 26 sp.) et, surtout, les Pterolichidae (Pterolichinae) — 11 genres et 67 espèces. A quelques exceptions près — 3 *Megninia* sur Coliiformes et Musophagidae, 1 *Pseudalloptes* sur Falconidae — tous ces genres sont inféodés aux Galliformes.

Les genres *Gaudoglyphus*, seul à constituer la famille des Gaudoglyphidae, et *Apionacarus* (Apionacaridae) ne sont connus, jusqu'ici, que des Phasianidae.

Le genre *Thoracosathes*, seul à constituer la famille des Thoracosathesidae, est propre à un Megapodidae.

Les genres monospécifiques et très aberrants *Opistocomacarus* et *Stachyonemus* (Pterolichidae) sont seuls à constituer l'acarofaune de l'Hoatzin (*Opistocomus*). Ces deux genres n'ont de proche parenté avec aucun genre de SP parasite de Cuculiforme.

Turnixacarus, parasite de Turnicidae, est assez proche des Pterolichidae parasites de Galliformes.

10 GRUIFORMES

Nous connaissons assez mal l'acarofaune de cet ordre, Rallidae exceptés. Ceux-ci sont richement parasités : 14 genres de SP, appartenant à 6 familles différentes. 11 de ces genres sont pratiquement propres aux Rallidae : *Psilobrephosceles* (Alloptidae, Alloptinae); *Megniniella*¹ et *Metanalges* (Analgidae, Megniniinae); *Grallolichus*² et *Grallobia* (Pterolichidae, Pterolichinae); *Cryptosikya*, *Dogielacarus*, *Parazumptia* et *Zumptia* (soit tous les genres de la sous-famille Zumptinae des Xolalgidae). Aucun des 14 genres parasites de Rallidae n'a été trouvé jusqu'ici sur un Gruiforme d'une autre famille.

En ce qui concerne les autres familles de Gruiformes, ce que nous connaissons de leur acarofaune n'évoque aucun lien entre elles.

Les genres *Apatelacarus*, *Doleracarus*, *Geranolichus* et *Gruolichus* (Ptelochidae, Pterolichinae) sont propres aux Gruidae.

Les genres *Aramolichus* (Alloptidae, Alloptinae) et *n. genus* (Pterolichidae, Pterolichinae) sont propres aux Aramidae. Le dernier genre est relativement proche des Pterolichinae de Gruidae.

Le genre *Ceratothrix* (Pterolichidae très aberrant) est propre aux Psophiidae.

Un nouveau genre (Pterolichidae aberrant) est propre aux Cariamidae.

Le genre *Turnixacarus*, parasite de Turnicidae, fait penser aux Pterolichinae hébergés par les Galliformes.

1. En fait, une espèce de *Megniniella* est parasite du Musophagidae *Crinifer piscator*. Il s'agit très probablement d'un transfert.

2. Une espèce de *Grallolichus* parasite les Jacanas.

Le genre *Cauradicola* (Freyanidae, Burhinacarinae) est assez proche des parasites de la même sous-famille hébergés par les Charadriiformes.

Enfin, deux genres sont connus des Otitidae : deux espèces du genre *Aetacarus* (Gabuciniidae) dont les autres espèces sont parasites de Falconiformes ; une espèce du genre *Pseudogabucinia* (Kramrellidae) dont les autres espèces sont parasites de Falconiformes ou de Ciconiidae.

11 CHARADRIIFORMES

Le parasitisme des Jacanas par un *Gralloichus* (Pterolichidae, Pterolichinae) rapproche les Jacanidae des Rallidae, hôtes des 17 autres espèces de *Gralloichus*, et les écarte des autres Charadriiformes. La sous-famille des Pterolichinae, si nombreuse et si répandue par ailleurs, est inconnue chez les Charadriidae, hors le cas ci-dessus.

Chez les autres familles de l'ordre, Burhinidae, Rostratulidae et Thinocoridae comprises, l'acarofaune est très homogène. C'est chez les Charadriidae et les Scolopacidae qu'elle est la plus typique et la plus riche, caractérisée par : abondance des Alloptidae, des Xolalgidae (Ingrassiinae) et des Ptiloxenidae ; présence de quatre sous-familles, Avenzoariinae (Avenzoariidae), Magimelinae (Pterolichidae), Burhinacarinae (Freyanidae) et Syringobiinae (Syringobiidae) pratiquement inféodées aux Charadriiformes. Les autres familles de l'ordre ont des acarofaunes plus pauvres, mais composée des éléments que nous venons de détailler. Les Lari se distinguent des Charadrii par l'addition ou la substitution du genre *Zachvatkinia* (Avenzoariidae, Bonnetellinae) aux Avenzoariinae. L'acarofaune des Lari s'apparente ainsi à celle des Procellariiformes (Hydrobatidae et Procellariidae) et de Pelecaniformes (Fregatidae). Des phénomènes de transfert ne sont pas exclus, favorisés par la promiscuité des lieux de nidification.

Un autre cas de transfert, manifeste celui-ci, concerne les Charadriiformes. Les bécasses *Scolopax rusticola* et *Sc. (Philohela) minor* n'hébergent aucun des acariens habituellement trouvés sur les autres Charadriiformes, mais un *Proctophyllodes* (Proctophyllodidae) très proche des innombrables espèces de ce genre parasitant les Passeriformes.

12 COLUMBIFORMES

L'acarofaune apporte peu d'arguments pour ou contre le rattachement des Pteroclididae aux Columbiformes.

Les Columbidae hébergent une acarofaune abondante et peu variée : deux genres d'Analgidae (Megniniidae) *Diplaegidia* et *Micralges* ; quinze genres de Falculiferidae. Les Megniniinae se retrouvent chez un grand nombre d'oiseaux terrestres, mais surtout sur les Galliformes. Les Falculiferidae sont inféodés aux Columbiformes, à l'exception du genre *Psittocolus*, parasite de Psittaciformes.

Les Pteroclididae sont pauvrement parasités, comme tous les oiseaux xerophiles. On a trouvé sur ces oiseaux deux acariens plumicoles seulement : une *Diplaegidia* (Analgidae, Megniniinae), ce qui rapprocherait les Pteroclididae des Columbiformes et les éloignerait des Charadriiformes ; un Pterolichidae (Pterolichinae) *n. genus*, ce qui les éloignerait également des Columbiformes et des Charadriiformes.

13 PSITTACIFORMES

Ils hébergent une acarofaune qui leur est bien particulière. Les éléments caractéristiques en sont : Deux genres de Psoroptoididae (Pandalurinae) ; trois genres de Xolalgidae (Ingrassiinae) ; 12 genres de Pterolichidae (Pterolichinae) ; trois genres de Syringobiidae (Ascouracarinae). Tous ces genres sont propres aux perroquets, à l'exception du genre *Dubinina* (Xolalgidae, Ingrassiinae) dont une espèce au moins se retrouve chez des Falconiformes (Falconidae) et une espèce chez des Cuculiformes (Musophagidae).

Comme analogie entre acarofaune des Psittaciformes et acarofaune d'autres groupes aviaires, notons que la sous-famille des Pandalurinae est particulièrement bien représentée chez les Piciformes. Par ailleurs, un genre de Falculiferidae, *Psittocolus*, a été trouvé sur divers perroquets (*Callocephalon*, *Micropsitta*, *Ectectus*, *Psittacula*) ; les 15 autres genres de Falculiferidae sont parasites de Columbigiformes.

Les Psittaciformes sont les seuls oiseaux connus pour héberger dans les tuyaux de leurs rémiges un genre de Pyroglyphidae (Dermatophagoidinae) *Paralgopsis*. Deux espèces en ont été décrites.

14 CUCULIFORMES

Peu de similitude entre l'acarofaune des Cuculidae et celle des Musophagidae. Le genre *Coraciarius* (Gabuciniidae) est seul commun aux deux familles. Il se rencontre aussi chez des Coraciiformes (Meropidae). Les deux familles hébergent des Analgidae (Megniniinae), mais les *Scutalges* de Cuculidae, s'ils ne sont pas très éloignés des *Megninia* de Musophagidae, sont extrêmement différents du *Phylluralges* de ces derniers. Les deux familles hébergent des Pterolichidae (Pterolichinae) ; mais les deux *n. g.* et *Coccylichus* des Cuculidae ressemblent bien peu aux *Touracobia* et *Pseudaloptes* des Musophagidae. Les deux familles hébergent des Xolalgidae, mais les *Xolalges* (Xolalginae) des Cuculidae sont très loin des *Dubininia* et *Glaucalges* (Ingrassiinae) des Musophagidae. Ces derniers possèdent deux genres en commun avec des Galliformes (*Megninia* et *Pseudaloptes*), mais aussi un genre en commun avec les Strigiformes (*Glaucalges*), un en commun avec les Psittaciformes (*Dubininia*) et un en commun avec les Bucerotidae (*Hyomesalges*).

La présence d'une *Megniniella* (Analgidae) sur *Crinifer piscator* résulte probablement du transfert d'un parasite de Rallidae.

15 STRIGIFORMES

La famille des Kramerellidae constitue l'essentiel de l'acarofaune de ces oiseaux. Trois genres, *Kramerella*, *Dermonoton*, *Petitota*, réunissant 20 espèces connues, sont propres aux Strigiformes. On a vu plus haut que la plupart des genres de la famille Kramerellidae sont des parasites de Ciconiiformes.

Les Strigiformes hébergent aussi un genre de Psoroptoïdidae (Pandalurinae), *Pandalura*, qu'ils partagent avec un Caprimulgiforme steatornithé, et un genre de Xolalgidae (Ingrassiinae), *Glaucalges*, qu'ils partagent avec un Musophagidae.

16 CAPRIMULGIFORMES

Chaque famille de cet ordre a son acarofaune particulière.

Celle des Caprimulgidae est relativement riche : 3 sp. du genre *Paragabucinia* (Gabuciniidae) ; 2 sp. du genre *Gymnolichus* (Pterolichidae, Pterolichinae) ; 1 sp. du genre *Ascouracarus* (Syringobiidae, Ascouracarinae). Cette acarofaune ne suggère aucun rapprochement précis avec celle d'aucun autre ordre d'oiseaux.

Celle des autres familles est remarquablement pauvre.

Nyctibiolichus, Pterolichidae aberrant, a été trouvé sur *Nyctibius*. *Aegithelichus*, d'*Aegothales*, est encore un Pterolichidae, Pterolichinae, mais ne ressemble ni à *Gymnolichus*, ni à *Nyctibiolichus*. *Allanalges* (Trouessartiidae) est propre à *Podager*, mais relativement proche des Trouessartiidae des Coraciiformes (Meropidae et Phoeniculidae) ou des Piciformes.

Des Steatornithidae sont connus deux genres de SP. : *Steatacarus* (Trouessartiidae) et *Pandalura* (Psoroptoïdidae, Pandalurinae). Le premier, propre aux Steatornithidae, rapproche ces oiseaux des Podargidae d'une part, des Coraciiformes et Piciformes d'autre part. Le second est commun aux Steatornithidae et aux Strigiformes.

17 APODIFORMES

Apodidae et Trochilidae ont tous deux des acarofaunes remarquablement riches, mais très différentes l'une de l'autre. La sous-famille Protalginae des Analgidae constitue le seul point commun. Cette sous-famille est représentée chez les Apodidae par 3 genres et 5 sp., chez les Trochilidae par 2 autres genres et 3 sp. Un sixième genre de Protalginae parasite un Piciforme (Indicatoridae).

La famille des Eustathiidae (18 genres et 64 espèces) est propre aux seuls Apodidae. Il en est de même du genre *Thyzanocercus* (Alloptidae, Thyzanocercinae) et du genre *Orphanacarus* (Syngobidae, Ascouracarinae).

Des Proctophyllodidae des sous-familles Allodectinae, Pterodectinae et Rhaphocaulinae (7 g. et 31 sp. au total) font l'essentiel de l'acarofaune des Trochilidae. La première et la dernière de ces sous-familles sont propres aux Trochilidae. Les Pterodectidae ont de très nombreux représentants chez les Passeriformes. Le genre *Ptyssalges*, type de la famille monogénétique Ptyssalgidae, est propre aux oiseaux mouches.

18 COLIFORMES

Les colieux hébergent deux genres de SP. : 3 sp. de *Megninia* (Analgidae, Megniniidae), d'aspect intermédiaire entre les *Megninia* de Galliformes et les *Megninia* de Cuculiformes ; 2 sp. du genre *Clastonotus* (Pterolichidae, Pterolichinae), propres aux Coliiformes.

19 TROGONIFORMES

Un seul genre est connu des Trogoniformes, *Ptyssophyllodes* (Proctophyllodidae, Proctophyllodinae), extrêmement proche des *Proctophyllodes* des Passeriformes.

20 CORACIFORMES

Les Bucerotidae ont une acarofaune particulièrement riche et originale, ne rappelant, même de loin, celle d'aucun autre Coraciiforme, ni celle d'aucun autre ordre aviaire. La famille des Vexillariidae (9 g. et 33 sp.) est pratiquement inféodée aux Bucerotidae ; seule une espèce du genre *Calaobia* a été trouvée sur un Passeriforme corvidé ; il s'agit probablement d'un transfert relativement récent. La sous-famille Psoroptoidinae des Psoroptoididae (5 g., 15 sp.) est également propre aux Calaos, à l'exception d'un *Hyomesalges* parasite d'un Musophagidae. Le genre *Anapodema* (Pterolichidae, Pterolichinae) est encore propre aux Bucerotidae. Fait étrange, ces oiseaux hébergent aussi 6 espèces du genre *Analloptes* (Xolalgidae, Ingrassiinae) dont les autres représentants sont parasites d'oiseaux très anciens (Ciconiiformes ou Gruiformes).

Les Alcedidae hébergent les genres *Proterothrix* (Proctophyllodidae, Pterodectinae) et le genre *Xolalgoides* (Xolalgidae, Xolalginae), ce qui les rapprocherait des Passeriformes.

Les Meropidae hébergent 4 genres de SP. : *Anepigynia* et *Coraciacarus* (Gabuciniidae), ce qui les rapprocherait des Cuculiformes ; *Pseudalges* (Trouessartiidae), propre aux Meropidae et diversifié chez ces oiseaux en 7 sp., ce qui rapprocherait les Merops des Piciformes et des Caprimulgiformes.

Les rares SP connus des autres familles de Coraciiformes ne sont pas très différents de ceux qui parasitent les Meropidae. Seul, le genre *Cleyastobius*, propre aux moqueurs (Phoeniculidae), n'a d'équivalent chez aucune autre famille de Coraciiformes. Il appartient à un groupe (Avenzoariidae, Pteronyssinae) surtout représenté chez les Piciformes. La présence sur les moqueurs d'une espèce du genre *Uniscutalges* (Trouessartiidae) accuse la similitude entre acarofaune des Phoeniculidae et acarofaune des Piciformes.

21 PICIFORMES

Quatre composants essentiels dans l'acarofaune de ces oiseaux :

Ce sont, par ordre d'importance :

1) Hyomyssinae et Pteronyssinae, sous-famille des Avenzoariidae. Certains genres de ces sous-familles sont propres à une seule famille de Piciformes. *Pegopteronyssus* est inféodé aux Capitonidae ; *Monapsidus* aux Indicatoridae, *Parapteronyssus*, *Pterotrogus*, *Pteronyssus* et *Stenopteronyssus* aux Picidae. *Hyonyssus*, *Anephippius* et *Conomerus* sont communs aux Picidae et aux Capitonidae, *Ramphastobius* aux Capitonidae, Picidae et Ramphastidae.

2) Gabuciniidae, représentés par les genres *Capitolichus*, commun aux Capitonidae, Picidae et Ramphastidae (mais aussi à des Passeriformes, Cotingidae) ; *Piciformobia*, propre aux Galbulidae, *Tocolichus*, propre aux Ramphastidae.

3) Sous-famille Pandalurinae des Psoroptoididae : *Mesalgoides* sur Picidae et Ramphastidae (mais aussi sur de nombreux Passeriformes) ; *Dicamaralges* et *Chiasmalgas* sur les Picidae.

4) *Uniscutalges* (Trouessartiidae) est commun aux Capitonidae et Picidae (mais aussi aux Phoeniculidae, Coraciiformes).

La rareté des Proctophyllodidae et, surtout, des Analgidae sur les Piciformes contraste avec l'abondance des représentants de ces deux familles chez les Passeriformes (du moins chez les Oscines).

22 PASSERIFORMES

L'acarofaune de nombreuses familles de Passeriformes est encore mal connue. Nous n'avons, en particulier, que des données fragmentaires sur les Passeriformes du nouveau monde. Un nombre considérable d'espèces de Passeriformes a cependant été déjà examiné et les composants essentiels de leur acarofaune apparaissent relativement peu nombreux. Trois familles d'acariens réunissent à elles seules 82 % du total des SP trouvées jusqu'ici sur les Passeriformes.

1) Les Proctophyllodidae. 26 genres et 276 espèces des sous-familles Pterodectinae et Proctophyllodinae sont déjà connus des Passeriformes. Les Proctophyllodinae, sauf rarissimes exceptions, sont propres à ces oiseaux. Les Pterodectinae ont d'assez nombreux représentants chez les Trochilidae.

2) Les Analgidae, sous-famille des Analginae. 13 genres et 102 espèces sont connus dans cette sous-famille, propre aux Passeriformes.

3) Les Trouessartiidae, dont six genres, réunissant 131 espèces recensées, sont propres aux Passeriformes. Les autres genres parasitent des Coraciiformes, des Piciformes et des Caprimulgiformes.

On trouve aussi sur les Passeriformes des Gabuciniidae. Les genres *Gabucinia* et *Artamacarus* sont propres à ces oiseaux. *Capitolichus* est commun aux Passeriformes et aux Piciformes, *Anepigynia*, parasite habituel des Meropidae, compte une espèce trouvée sur un Passeriforme (Prionopidae).